

有花植物触敏柱头的闭合行为及其适应意义*

艾洪莲^{1,2}, 郁文彬^{1,2}, 王 红^{1**}

(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南, 昆明 650204;

2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 有花植物触敏柱头的闭合行为一直是传粉生态学和进化生物学的热点问题之一。植物花的多裂片柱头在传粉者接触后迅速闭合的现象主要存在于玄参目的一些类群中。早在上个世纪初, 植物学家就对花的柱头闭合现象进行过初步的研究, 认为柱头闭合主要是由于花粉在柱头上萌发时吸收水分导致柱头细胞膨压降低而引起的; 并对柱头闭合的适应性提出了一些假说。近年来, 许多学者研究证实柱头闭合能促进花粉萌发及花粉管伸长, 或减少花粉散出与柱头接受花粉间的相互干扰, 提高传粉者访问过程中花粉的散播量, 并且柱头的状态会直接影响传粉者的取食行为。到目前为止, 对柱头闭合的机制及其避免自交的假说还存在许多争议。关于触敏柱头的闭合行为, 尤其是其适应机制及其生态学意义还有待更加系统和深入的研究。本文概述了触敏柱头的研究进展, 并对研究中尚存在的一些问题进行了讨论。

关键词: 触敏柱头; 适应意义; 性别干扰; 避免自交; 有花植物

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2007) 05-543-06

Closure Behavior of the Touching-sensitive Stigmas in Flowering Plants and Its Adaptive Significance

AI Hong-Lian^{1,2}, YU Wen-Bin^{1,2}, WANG Hong^{1**}

(1 Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,

Kunming 650204, China; 2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Studies on the closure behavior of the touch-sensitive stigmas in flowering plants are one of the hotspots in pollination ecology and evolutionary biology. Examples of closure behavior of bi- or multi-lobed stigmas in response to being touched by animal pollinators were mainly studied in some taxa of the order Scrophulariales. Such phenomenon had been studied at the beginning of 1990s. Generally, stigma closure has been attributed to the loss of turgor in cells comprising the stigmatic tissues, during pollen germination and subsequent pollen tube growth absorbing water from surrounding tissues in the pistil. Various hypotheses addressing the adaptive significance of stigma closure have been proposed. Recent years, studies indicated that stigma closure may increase pollen capture and receipt, improve pollen germination and pollen tube growth, and prevent intra-floral selfing. It was also suggested that stigma closure can reduce interference between pollen receipt and pollen dissemination. Stigma closure affects pollen deposition and reduces interference between pollen dispersal and stigmatic receipt as well. Foraging behavior of pollinator is strongly influenced by the status of the stigmas. Until now, the mechanism of stigma closure and the hypotheses of avoiding self-pollination have been still uncertain. Some experiments with male-female interference and the intra-floral selfing should be carried out to test the adaptive significance of stigma closure. In this paper, recent advances in the sensitive stigma are summarized, and some problematical issues are also discussed.

Key words: Adaptive significance; Selfing avoidance; Sexual interference; Touching-sensitive stigma; Flowering plants

* 基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (2007CB411600) 项目和国家自然科学基金项目 (30670160) 资助

** 通讯联系人 Author for correspondence; E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2007-01-12, 2007-06-11 接受发表

作者简介: 艾洪莲 (1981-) 女, 硕士研究生, 主要从事植物繁育生物学研究。

柱头是有花植物直接接受花粉的部位,在繁育系统中起着重要作用,例如,捕获花粉、为花粉萌发及花粉管的伸长提供水分和养分,并促进花粉粒到达胚珠完成受精等 (Edlund 等, 2004)。植物的柱头在长期演化中表现出形态的多样化,如有片状、圆突起状、扁喇叭形和马蹄形柱头,还有的柱头上附属有毛或刺状结构等,这些结构一般都有利于柱头接受花粉。同时,有些植物的柱头还表现出不同的运动行为,如花柱卷曲 (Li 等, 2001; Zhang 等, 2003), 柱头裂片的闭合以及反卷等 (Fetscher and Kohn, 1999; Yang 等, 2004; Klips and Snow, 1997; Ruan 等, 2004)。这些多样化的柱头行为的适应意义归纳起来主要表现在: 避免自交、减少雌雄功能干扰、延迟自交, 以及应对不良的生态环境等 (阮成江和姜国斌, 2006)。因此, 对柱头的形态特征及运动行为的研究, 有利于我们进一步了解植物的传粉及繁殖特性。近年来, 柱头的特性及其适应意义越来越受到关注 (Klips and Snow, 1997; Barrett 等, 2000; Nishihira 等, 2000; Fetscher, 2001; Ruan 等, 2006; Yu 等, 2005; Yu and Huang, 2006), 其中关于柱头裂片的闭合行为及其生物学意义也再次成为研究的热点。

早在一百多年前, Henderson (1841) 首次描述了二裂片触敏柱头的闭合现象。植物具有的由两个或多裂片组成的柱头, 在访花者的碰触或外力刺激下能迅速闭合, 若授粉不足时一般会再张开, 具有这类特征的柱头称之为触敏柱头 (touch-sensitive stigma) (白伟宁和张大勇, 2005)。目前已知的触敏柱头主要存在于玄参目 (Scrophulariales) 的 5 个科, 即玄参科 (Scrophulariaceae)、紫葳科 (Bignoniaceae)、角胡麻科 (Martyniaceae)、狸藻科 (Lentibulariaceae) 和爵床科 (Acanthaceae) 的一些类群中 (Burck, 1902; Lloyd, 1911; Brown WH, 1913; Newcombe, 1922, 1924; Burge 等, 1936; Fuller and Hanley, 1938; Guttenberg and Reif, 1958; Linskens, 1976; Bertin, 1982; Fetscher, 1999; Yang 等, 2004), 其中紫葳科的所有类群都具有二裂片的触敏柱头 (Newcombe, 1922); 狸藻科中 *Utricularia vulgaris* 的二裂片柱头, 只有下面的裂片具敏感性 (Newcombe, 1922)。此外, 花荵科 (Polemoniaceae) 的

Ipomopsis aggregate 的触敏柱头为三裂片, 但唯有受到花粉的刺激时才能使其发生闭合反应 (Waser and Fugate, 1986)。

尽管触敏柱头的闭合现象较早就受到了植物学家的关注, 但不同学者对闭合机制及其适应意义还存在许多争议。本文结合前人对触敏柱头运动行为的研究, 以及作者的一些初步认识, 对影响触敏柱头运动的因素, 柱头闭合的适应意义和触敏柱头对访花者行为的影响, 以及研究工作中尚存在的一些问题进行了讨论。

1 影响触敏柱头运动的因素

一般来说, 柱头在授粉后闭合, 一定时间内会再张开, 随后再闭合, 这一现象普遍存在于具有触敏柱头的植物类群中。Luts (1911) 把柱头的闭合现象区分为首次闭合和再次闭合。然而, 也有一些植物的触敏柱头授粉后却一直保持闭合状态 (如 *Mimulus glabratus*, *Utricularia vulgaris*)。早期人们对柱头两次闭合的适应意义进行了初步的推测, 认为柱头的首次闭合是为了避免自花授粉并促进异交; 而再次闭合为花粉萌发提供一个理想的“微环境”, 促进花粉萌发 (Newcombe, 1922, 1924; Fetscher, 1999)。

Linskens (1976) 从生理学角度对柱头闭合机制的初步研究认为, 花粉萌发及花粉管的生长过程要不断地从柱头及花柱通道组织中吸收水分和营养, 从而使柱头和花柱通道组织中的细胞膨压降低, 而引起柱头闭合。但在早期的研究中发现, 触敏柱头的闭合反应还受到周围环境的影响, 柱头在空气湿度比较高或者花粉粒比较潮湿的情况下, 即使有花粉也不发生闭合反应 (Newcombe, 1924; Guttenberg and Reif, 1958), 而且柱头一般会发生多次闭合 (Newcombe, 1922; Bertin, 1982)。此外, Fetscher and Kohn (1999) 研究发现, 柱头闭合后是否再次张开主要取决于胚珠的受精率而不是所接受的花粉数量, 因为只要三分之一的胚珠完成受精, 其柱头就不再张开而保持永久闭合, 但是柱头再次闭合与其接受的花粉数量以及结实率之间并没有显著的相关性。显然, 柱头闭合是由多种因素引起的。

此外, Newcombe (1922) 对触敏柱头的敏感部位及刺激的传递性的研究发现, 有些类群柱头

裂片的内外两面都具敏感性 (*Catalpa bignonioides*), 而有些植物的柱头只有内表面有敏感性 (*Tecoma radicans*, *T. founieri*)。而且, 对触敏柱头的刺激可以从一个裂片传递到另一裂片, 如已报道的 *Mimulus cardinalis*, *Martynia lutea* 和 *Diplacus glutinosus* (Oliver, 1887; Lloyd, 1911); 或只在单个裂片内传递, 如 *Mimulus luteus*, *Catalpa bignonioides* 和 *Mimulus punctatus* (Newcombe, 1922)。另外, 触敏柱头的敏感性也具有一定的限度, 过度或频繁的刺激会使其敏感性减退或完全丧失。同时, 柱头的敏感性强度在一天之中也是不断变化的 (Burge 等, 1936; Fuller and Hanley, 1938), 因此, 他们推测柱头的敏感度与太阳的光线强度可能存在正相关。此外, Fetscher (1999) 认为, 花的年龄以及周围环境的温度和湿度也会影响柱头的敏感性, 开花时间较长的花或者在湿度比较大的情况下, 植物柱头的闭合反应一般较慢。由上可知, 不同类群的植物其触敏柱头的运动行为存在一定差异。因此, 很难用同一种固定的模式来描述和解释触敏柱头的运动行为。

2 柱头闭合的适应意义

目前, 关于触敏柱头闭合的适应意义的研究较少。学者们提出了几种不同的观点: 1) 有助于捕获和接受花粉, 并促进花粉的萌发及生长 (Thieret, 1976); 2) 防止柱头上花粉的损失 (Bertin, 1982); 3) 避免自交 (Newcombe, 1922, 1924; Ritland and Ritland, 1989); 4) 减少性别干扰 (Lloyd and Yates, 1982; Webb and Lloyd, 1986); 5) 影响雌性生殖功能 (Fetscher 等, 2001)。

在 Fetscher and Kohn (1999) 的研究中发现, 由于触敏柱头在传粉者碰触后会迅速闭合, 减少了柱头接受更多花粉的机会, 从而使闭合的柱头上所接受的花粉数量比柱头在人为控制使其张开的条件下要少的多, 因此, 柱头闭合有助于捕获和接受花粉的假说还需要进一步的研究论证。目前, 对柱头闭合适应意义的研究主要集中在避免自交和减少性别干扰方面, 此外, 柱头闭合对雌性生殖功能的影响也引起了不少关注。

2.1 避免自交

在早期的研究中, 对柱头闭合的适应意义普

遍的观点就是避免自交。通常情况下, 传粉者首先碰触柱头, 使两个裂片迅速闭合, 然后接触花药, 因此有效的防止了自花花粉落置在柱头上, 即避免了自花授粉 (Newcombe, 1922, 1924)。Bertin (1982), Bertin 等 (1989) 研究发现, 美国凌霄 (*Campsis radicans*) 是自交亲和的, 其二裂片柱头一般在花药开裂, 花粉散播完毕才会张开, 花粉在散播时柱头是闭合的, 因此减少了自身的花粉在柱头上的落置; 然而, Yang 等 (2004) 的研究认为, 美国凌霄的柱头闭合行为是一种促进传粉进而增强繁殖成功的机制, 而不是一种促进异交的机制。此外, Fetscher and Kohn (1999) 对自交亲和的 *Mimulus aurantiacus* 柱头闭合现象的研究发现, 传粉者蜂鸟的喙在伸入花冠管取食花蜜时, 首先碰触和压迫柱头, 从而使柱头的两个裂片不能闭合, 在蜂鸟退出花冠管时不能有效的防止自花授粉, 他们也没有找到柱头闭合具有避免自交的实验证据。

2.2 减少性别干扰

Webb and Lloyd (1986) 把触敏柱头的闭合行为看成是“动态式”的雌雄异位。因为柱头闭合增大了雌雄器官之间的分离距离, 因此, 他们认为柱头闭合可能是降低性别干扰的一种适应机制, 而并非是为了避免花内自交。这一观点在 Fetscher (2001) 对蜂鸟传粉的 *Mimulus aurantiacus* 的柱头闭合行为的研究中得到了证实。与柱头闭合受抑制的植株相比, 授粉后柱头裂片的快速闭合增大了雌雄异位程度, 大大提高了花粉的输出量, 促进了花粉在植株间的传播。同时, 在对美国凌霄敏感柱头的研究中也发现, 柱头闭合行为不是有利于柱头接受外来花粉, 而是为了促进自花花粉散发, 提高传粉效率 (Yang 等, 2004)。因此, 柱头在访花者碰触或授粉后, 其二裂片的快速闭合可能是减少雌性器官对雄性功能干扰的一种特殊行为。

2.3 对雌性适合度的影响

一种观点认为, 由于柱头闭合有助于捕获、黏着花粉, 并促进了花粉萌发及花粉管伸长, 从而提高了植株的结实率, 柱头闭合对雌性功能是有利的 (Linskens, 1976; Thieret, 1976); 而另一种观点则认为, 柱头闭合会减少雌性功能的适合度, 因为柱头在授粉不足时闭合后, 不再张开或

经过一段时间后再张开,这就防止了柱头接受更多的花粉,减少了种子的数量;同时,也减少了花粉的来源。而且,即使柱头能接受足够的花粉完成受精,但由于柱头闭合减少了接受更多优质花粉的机会,因此就会影响后代的质量 (Willson, 1979)。

Petersen 等 (1982) 在对影响紫葳科沙漠蕨 *Chilopsis linearis* 结实率的研究中发现,分别在人工授粉前、后套袋的花序的结实率,高于同样进行人工授粉而不套袋的处于自然传粉下的花序。这主要是由于不套袋的花序在自然状态下,其敏感柱头在访花者碰触后会迅速闭合,从而影响了人工授粉的效果。此外,柱头在接受异种花粉之后也会闭合,而减少其接受同种花粉的机会,降低其结实率。分布在同一区域内的毛茛科的 *Delphinium nelsonii* 和花荵科的 *Ipomopsis aggregata* (具三裂片的触敏柱头),在花期重叠的季节内,*Ipomopsis aggregata* 的结实率明显降低 (Waser and Fugate, 1986),主要是由于接受异种花粉后导致触敏柱头的闭合,从而减少了接受同种花粉的机会。柱头闭合虽然能为落置在柱头上花粉萌发提供一个理想的场所,但柱头闭合在很大程度上减少了接受花粉的数量及花粉来源,对雌性生殖功能是不利的。

3 柱头闭合与访花者的相互影响

触敏柱头的运动在很大程度上需要依靠传粉者的碰触才能启动。Thieret (1976) 对 *Probosidea louisianica* 的观察发现,其二裂片柱头位于花药之上,柱头受刺激后主要靠下面的裂片运动迅速闭合。柱头张开时,蜜蜂首先碰触柱头;柱头下裂片刮擦蜜蜂背部上的花粉,接受花粉之后立即与上裂片闭合,防止柱头上的花粉在蜜蜂离开花时可能造成的损失,从而有效的完成传粉过程。触敏柱头的闭合行为与传粉有效性具有一定的相关性,只有有效的传粉才能使柱头闭合,但无法解释多数柱头会再次闭合的原因 (Bertin, 1982)。

Sarah and Richardson (2004) 研究了沙漠蕨的访花者对具触敏柱头植物传粉效率的影响发现,有效的传粉者由于先接触柱头,经常使授粉不足的柱头闭合,这就妨碍了柱头接受充足的花粉,

因而降低植物的传粉效率;而盗蜜者在取食花蜜时,一般从花冠管的基部进入,不会引起柱头的闭合,对其接受花粉没有影响;同时,柱头闭合对传粉者也是一种信号,暗示此花已被访问而避开,从而节省它们的活动能量,提高传粉者的传粉效率。对由蜂鸟传粉的 *Mimulus aurantiacus* 的研究发现,蜂鸟的取食行为受柱头状态的影响,当柱头闭合时它直接从花冠上方进入花冠管取食花蜜,而当柱头张开时,它则从花冠水平面以下进入花冠管 (Fetscher 等, 2002)。这一现象可以解释柱头张开时其花粉的输出量减少的原因。

4 结语

一般认为,通常柱头在授粉不足时发生闭合,减少了柱头接受更多花粉的机会,同时也使得柱头不能接受更多来源的花粉,从而影响种子的数量和质量,对雌性生殖功能是不利的 (Willson, 1979; Petersen 等, 1982; Waser and Fugate, 1986)。但为什么柱头在授粉后还要闭合? Fetscher (2001) 的研究表明,柱头闭合是为了有效地减少了雌蕊对雄性功能的干扰,促进花粉的散出,提高了雄性适合度。

在对植物繁育系统研究中,以往学者们较为关注的是结实率的高低,并认为避免自交是花部特征及运动行为的主要选择压力,而对雄性适合度的重要性没有引起足够的重视 (白伟宁和张大勇, 2005)。近年来,人们逐渐认识到花粉散播在植物交配和适合度中所起的作用 (张大勇, 2004)。Peter and Johnson (2006) 认为,植物的繁殖成功在很大程度上依赖于花粉散布的效率。通常,一次昆虫的光顾即可以使胚珠完成受精,而花药中的花粉如果要完全散播出去则需要昆虫多次访问。此外,一般在自然传粉下,由花粉散出和花粉接受之间的干扰而造成的花粉散播的雄性适合度的损失,较之雌蕊未能接受足够数量和质量的花粉而导致的雌性适合度的损失要更大一些 (Barrett, 2002, 2003)。触敏柱头的闭合尽管对胚珠接受足够的花粉会产生不利影响,但柱头闭合促进花粉散播,提高雄性适合度来实现植物的繁殖成功。尤其是在传粉者稀少的条件下,提高花粉散播的效率对雌性功能也是一种有利的选择。

综上所述,在触敏柱头的研究中,关于柱头

闭合的机制及其避免自交的假说还存在许多争议，尤其是柱头运动行为的进化及其适应性方面还存在尚未解决的问题，有待更加系统和深入的研究。首先，关于柱头闭合避免自交的研究，到目前为止，主要是一些描述性的工作，即通过对野外传粉过程的观察来推测判断。而分子标记（如 RAPD、ALFP、SSR 等）在异交率及自交率估测、基因流定量研究、亲本分析和传粉后繁殖行为等研究中的应用，尤其是在植物繁殖成功中能更好的检测雌雄功能的作用，从而为这方面的研究提供了重要的参考。其次，关于柱头闭合的机制，先前的研究认为可能是花粉中的某种蛋白质（酶）或类似的化学物质与柱头发生反应，或花粉吸收柱头上的水分而引起柱头的闭合。我们认为在今后的研究中，应该结合细胞生物学和分子生物学的理论和方法进行深入的研究。最后值得一提的是，花部行为的适应进化与其生态环境是密切相关的。因此，触敏柱头的闭合行为与其生境的适应进化也是值得进一步探讨的问题。

〔参 考 文 献〕

- 张大勇, 2004. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社
- Bai WN (白伟宁), Zhang DY (张大勇), 2005. Sexual interference in co-sexual plants and its evolutionary implications [J]. *J Plant Ecol* (植物生态学报), **29** (4): 672—679
- Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM, 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. *Ann Bot*, **85** (S): 253—265
- Barrett SCH, 2002. Sexual interference of the floral kind [J]. *Heredity*, **88**: 154—159
- Barrett SCH, 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **358**: 991—1004
- Bertin RI, 1982. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae) [J]. *Amer J Bot*, **69**: 122—134
- Bertin RI, Barnes C, Guttman SI, 1989. Self-sterility and cryptic self-fertility in *Campsis radicans* [J]. *Botanical Gazette*, **150**: 397—403
- Brown WH, 1913. The phenomenon of fatigue in the stigma of *Martynia* [J]. *Philip Jour Sci C Bot*, **8**: 197
- Burck W, 1902. On the irritable stigmas of *Torenia fournieri* and *Mimulus luteus* and on the means to prevent the germination of foreign pollen on the stigma [J]. *Kon Akad Wetensch Amsterdam, Proc Sect Sci*, **4**: 184—193
- Burge WE, Wickwire GC, Fuller HJ, 1936. Daily variation in the sensitivity of *Mimosa* with special reference to the action of light [J]. *Botanical Gazette*, **97**: 672—678
- Edlund AF, Robert S, Daphne P, 2004. Pollen and stigma structure and function: The role of diversity in pollination [J]. *The Plant Cell*, **16**: S84—S97
- Fetscher AE, 1999. Evolutionary significance of stigma closure in bush monkeyflower. PhD, dissertation, University of California, San Diego, CA, USA
- Fetscher AE, 2001. Resolution of male-female conflict in a hermaphroditic flower [J]. *Proceeding of the Royal Society, Biological Sciences*, **268**: 525—529
- Fetscher AE, Kohn JR, 1999. Stigma behavior in *Mimulus aurantiacus* (Scrophulariaceae) [J]. *Amer J Bot*, **86**: 1130—1135
- Fetscher AE, Rupert SM, Kohn JR, 2002. Hummingbird foraging position is altered by the touch-sensitive stigma of bush monkeyflower [J]. *Oecologia*, **133**: 551—558
- Fuller HJ, Hanley JH, 1938. Fatigue, summation, and daily variation of irritability in sensitive stigma [J]. *Botanical Gazette*, **99** (4): 877—880
- Guttenberg HV, Rreiff B, 1958. Der mechanismus der Narbenbewegung von *Mimulus* sp. in seiner Abhängigkeit von der oxydativen Atmung [J]. *Planta*, **50**: 498—503
- Henderson J, 1841. On the structure of the stigma in *Mimulus* and *Diplacus* [J]. *Ann Nat Hist*, **6**: 51
- Klips RA, Snow AA, 1997. Delayed autonomous self-pollination in *Hibiscus laevis* (Malvaceae) [J]. *Amer J Bot*, **84**: 48—53
- Li QJ, Xu ZF, Kresst WJ *et al.* 2001. Flexible style that encourages outcrossing [J]. *Nature*, **410**: 432
- Linskens HF, 1976. Stigmatic responses [A]. In: Sheikh KH, Vardar Y ed, Proceedings of the Third Mediterranean Plant Physiologists Meeting [C]. Izmir Turkey: Ege University, 1—12
- Lloyd FE, 1911. Certain phases of the behavior of the stigma-lips in *Diplacus glutinosus* Nutt [J]. *Plant World*, **14**: 257
- Lloyd DG, Yates JMA, 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae) [J]. *Evolution*, **36**: 903—913
- Lutz C, 1911. Untersuchungen über reizbaren Narben [J]. *Zeitschr Botany*, **3**: 289
- Newcombe FC, 1922. Significance of the behavior of sensitive stigmas I [J]. *Amer J Bot*, **9**: 99—120
- Newcombe FC, 1924. Significance of the behavior of sensitive stigmas II [J]. *Amer J Bot*, **11**: 85—93
- Nishihiro J, Washitani I, Thomson JD *et al.* 2000. Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of a distylous plant, *Primula sieboldii* [J]. *Functional Ecology*, **14**: 502—512
- Oliver FW, 1887. Ueber fortleitung des reiz bei reizbaren Narben [J]. *Ber Deutsch Bot Ges*, **5**: 162

- Peter CI, Johnson SD, 2006 . Doing the twist: a test of Darwin's cross-pollination hypothesis for pollinarium reconfiguration [J] . *Biology Letters*, **2**: 65—68
- Petersen C, Brown JH, Kodric-Brown A, 1982 . An experimental study of floral display and fruit set in *Chilopsis linearis* (Bignoniaceae) [J] . *Oecologia*, **55**: 7—11
- Ritland C, Ritland K, 1989 . Variation of sex allocation among eight taxa of the *Mimulus guttatus* species complex (Scrophulariaceae) [J] . *Amer J Bot*, **76**: 1731—1739
- Ruan CJ, Qin P, He ZX, 2004 . Delayed autonomous selfing in *Kosteletzkya virginica* (Malvaceae) [J] . *South African J Bot*, **70**: 640—645
- Ruan CJ (阮成江), Jiang GB (姜国斌), 2006 . Adaptive significance of herkogamy and floral behaviour [J] . *J Plant Ecol* (植物生态学报), **30** (2): 210—220
- Ruan CJ (阮成江), Qin P (钦佩), Yi ZF (尹增芳), 2006 . Advancements in reproductive assurance and delayed selfing [J] . *Acta Ecol Sin* (生态学报), **26** (1): 195—204
- Sarah C, Richardson, 2004 . Benefits and costs of floral visitors to *Chilopsis linearis*: pollen deposition and stigma closure [J] . *Oikos*, **107**: 363—375
- Thieret JW, 1976 . Floral biology of *Proboxidea louisianica* (Martyniaceae) [J] . *Rhodora*, **78**: 169—179
- Waser NM, Fugate ML, 1986 . Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregate* [J] . *Oecologia*, **70**: 573—577
- Webb CJ, Lloyd DG, 1986 . The avoidance on interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms . II . Herkogamy [J] . *New Zealand J Bot*, **24**: 163—178
- Willson MF, 1979 . Sexual selection in plants [J] . *American Naturalist*, **113**: 777—790
- Yang SX, Yang CF, Zhang T *et al* . 2004 . A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae) [J] . *Acta Bot Sin*, **46**: 1071—1074
- Yu Q, Huang SQ, 2006 . Flexible stigma presentation assists context-dependent pollination in a wild columbine [J] . *New Phytologist*, **169**: 237—242
- Yu Q, Guo YH, Huang SQ, 2005 . Characters of stigma in three *Aquilegia species* [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **43**: 513—516
- Zhang L, Li QJ, Deng XB *et al* . 2003 . Reproductive biology of *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): another example of flexistylis [J] . *Plant Systematics and Evolution*, **241**: 67—76

* * * * *

欢迎订阅 2008 年 《林业调查规划》

《林业调查规划》1976 年创刊，是由云南省林业调查规划和西南地区林业信息中心共同主办的国内外公开发行的林业科技刊物。被全国多家期刊数据库收录。为中国科技核心期刊、中国林业核心期刊、首届《CAJ-CD 规范》执行优秀期刊。本刊立足云南、面向全国，开辟了森林经理、“3S”技术、森林资源管理、生物多样性保护、生态建设、自然保护区建设、退耕还林、营造林技术、种苗建设、森林旅游、园林设计、林产业开发、病虫害防治、社会林业、专家论坛等栏目。本刊以技术性、实用性、创新性为原则，具有较强的指导性、知识性和可读性，是广大从事林业生产、科研、教学的科技工作者、领导和决策者不可或缺的参考资料。

本刊为双月刊，A4 开本，每期 160 页码，每单月底出刊。国际刊号 ISSN 1671 - 3168，国内统一刊号 CN 53 - 1172 S。每期定价 10 元，全年 60 元；增刊 2 ~ 3 册，500 多页码，全年 40 元；共计 100 元。由编辑部自办发行，订阅单位和个人可通过邮局或银行汇款。欢迎广大读者、作者踊跃投稿，展示自己才华，欢迎社会各界刊登广告、展示形象。

地 址：云南省昆明市人民东路 289 号

云南省林业调查规划院 《林业调查规划》编辑部

邮编：650051

银行户名：云南省林业调查规划院

开户银行：昆明市农行双龙支行

帐号：029101040002050

电 话：(0871) 3318347; 3332538

传 真：(0871) 3318347

联 系 人：许春霞

E-mail: ynfip@vip.163.com

http://lydcgh.periodicals.net.cn